УДК 599:[591.175+591.177]

С. Ф. Манзий, В. Ф. Мороз

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЙ ГРУДНЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изучение локомоторного аппарата и самой локомоции человека и животных имеет большую историю. Еще Борелли (Borelli, 1681) сделал удачную попытку анализа движений человека и животных, использовав для этого некоторые законы механики. Его построения долгое время считались непогрешимыми, хотя сделаны они были, главным образом, по данным визуальных наблюдений.

Новым этапом в изучении этого аппарата явилось применение некоторых методик объективного анализа: измерение длины шагов по следам, регистрация звуков, издаваемых конечностями при ударах о почву, фотографирование позиций ног при беге (Mayer, 1873; Marey, 1894; Muybridge, 1957 и др.). Особенно результативной оказалась киносъемка движений с последующей циклографией (Howell, 1944; Hildebrand, 1966 и др.). Удачные обобщения и анализ всех этих данных сделал В. Б. Суханов (1968). Параллельно с этими работами, но без достаточной связи с ними, изучалось строение конечностей и определялись (в основном умозрительно) функции их компонентов (Weber, 1836; Gegenbaur, 1864; Лесгафт, 1884; Bardeleben, 1886 и др.). В начале XX ст. анатомия конечностей человека и животных была изучена вполне удовлетворительно.

И все же знание внешней картины локомоторных движений конечностей и их анатомии не давало представления о принципах построения этих движений — характере сфазированного действия четырех конечностей, их суставов и мускулов (40), о программах работы этих компонентов на каждом аллюре. Назрела необходимость изучения структуры движений — механизмов программирования каждого движения и способов реализации этих программ.

Несомненно, самый существенный вклад в изучение построения движений сделал Н. А. Бернштейн (1947). Он описал 5 уровней построения движений у человека и показал, что исходным уровнем, с которого началась их эволюция, является спинальный, а самым высоким — кортикальный. Особенно бурно начали развиваться исследования системы управления движениями после появления подографии (ПГ), механографии суставов (МГ) и электромиографии (ЭМГ).

В отделе эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР на основе стандартной аппаратуры был создан комплексный прибор для раздельной и синхронной подографии 4 ног, хеманографии 3 суставов и электромиографии 6 мышц. Изложению некоторых результатов этих исследований и посвящено настоящее сообщение.

П о д о г р а ф и я (ПГ) производилась на животных, двигавшихся на третбане со скоростью 3; 5 и 8 км/час. На конечности животного надеваются специальные башмачки с вмонтированными в подошву микровыключателями типа КМI—I, замыкающими электрическую цепь при опоре и разъединяющими ее при переносе конечности. Запись ПГ осуществляли с помощью осциллографа типа Н—700 на фотобумаге. ПГ представляет собой чередование двух уровней горизонтально ориентированной

прямой (рис. 1): верхний соответствует фазе переноса (ФП), нижний — фазе опоры (ФО). Наличие на бумаге отметки времени (мсек) позволило делать временно́й анализ ПГ. Во избежание ошибок за счет вариабельности циклов, для усреднения брали не менее 10 таких циклов.

Анализ ПГ показал, что ее структура зависит от скорости движения. Так, при v=3 км/час ФО у собаки равнялись 0,53 мсек, а ФП — 0,31 мсек, а у козы соответственно 0,74 и 0,36 мсек. При v=5 км/час у собаки соответственно 0,36 и 0,27, а у козы — 0,51 и 0,31 мсек. Еще больше эта пропорция изменилась при v=8 км/час: у собаки 0,21 и 0,25, у козы — 0,31 и 0,31 мсек. Таким образом, на малых скоростях ФО контрлатеральных конечностей частично накладываются друг на друга, с увеличением скорости это накладывание исчезает, а далее появляется взаимное частичное перекрытие ФП. Последнее иногда бывает столь велико, что в воздухе одновременно могут находиться все четыре конечности и тело как бы пролетает определенное расстояние по воздуху за счет инерции. Особенно значительно используются силы инерции при беге у фалангоходящих (копытных), несколько меньше — у пальцеходящих и еще меньше — у стопоходящих. Это свидетельствует о том, что инерционные аллюры эволюционно новые.

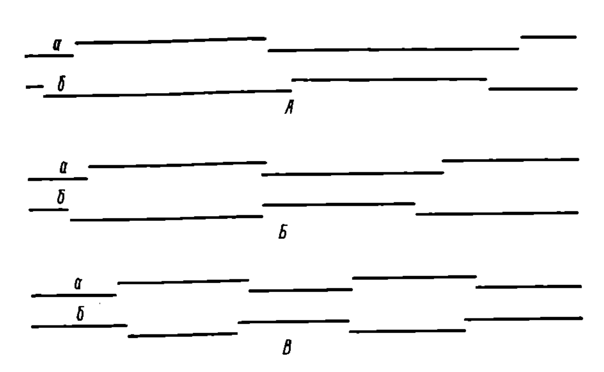


Рис. 1. Подограммы грудных конечностей собаки:

А — V=3 км/час; Б — V=5 км/час; В — V=8 км/час; Нижние позиции — фазы опоры; верхние позиции — фазы переноса; а — левая конечность; б — правая конечность.

Однако наш анализ локомоторных циклов был бы неполным, если бы мы не учитывали изменения длины шагов. Оказалось, что эти изменения довольно существенны. Так, у собаки при v=3 км/час длина шага равна 0,697 м, при v=5 км/час — 0,875 и при v=8 км/час — 1,025 м, у козы соответственно 0,921; 1,165 и 1,272 м.

Из изложенного выше следует, что ускорение бега происходит за счет учащения циклов, уменьшения времени ФО и удлинения шагов.

Механография (МГ). До сих пор было принято рассматривать каждую конечность четвероногих как истинную кинематическую открытую цепь, пары которой во время локомоции находятся под связью и сгибаются и разгибаются одновременно и однотипно. Считалось также, что мускулатура каждой конечности сгруппированна при этом в две синергии: сгибатели и разгибатели, которые функционируют как антагонисты по принципу реципрокности. Однако синхронная механография внесла в эти представления существенные поправки.

В наших исследованиях МГ осуществлялась во время движения животного на третбане с помощью потенциометров типа СП-1. Опыт показал, что для достоверного биомеханического анализа достаточно записать МГ трех главных суставов: плечевого, локтевого и запястного. МГ любого из них представляет собой продольно ориентированную кривую (рис. 2, *3*, *5*, *8*): «взлеты» соответствуют сгибаниям, «спады» — разгибаниям сустава. На рисунке видно, что каждая из трех синхронно записанных МГ более или менее существенно отличается от двух других величиной дуги смещений, временем начала, пика и конца сгибаний и разгибаний, а также деталями кривой. Следовательно, конечность нельзя счи-

тать обычной кинематической цепью, поскольку ее кинематические пары могут функционировать не только одновременно, но и со значительным временным и дуговым рассогласованием, обеспечивая в одних случаях работу по жесткой программе, а в других — приспособительные движения, сохраняя значительную полифункциональность конечностей даже

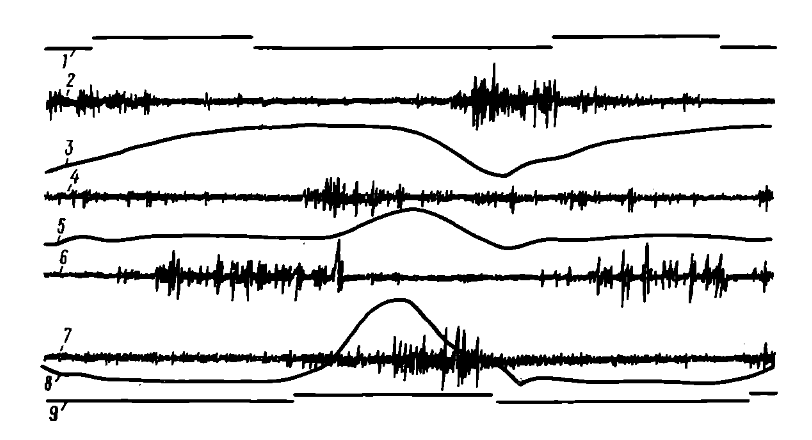


Рис. 2. Синхронно записанные подограммы (ПГ), механограммы (МГ) и электромиограммы (ЭМГ) мышц грудной конечности движущейся собаки (V=3 км/час):

1 — ПГ левой конечности; 2 — ЭМГ m. triceps brachii; 3 — МГ плечевого сустава; 4 — ЭМГ m. brachialis; 5 — МГ локтевого сустава; 6 — ЭМГ m. biceps brachii; 7 — ЭМГ m. extensor carpi radialis; 8 — МВ запястного сустава; 9 — ПГ правой конечности; а — дополнительная площадка.

у лошади. При локомоции первым начинает сгибаться, достигает пика и начинает разгибаться плечевой, за ним с интервалом в 25—35 мсек локтевой и еще через 50—100 мсек — запястный суставы. Такое последовательное включение суставов растягивает время действия толчка конечности о почву до 200 мсек и способствует поглощению кинетической энергии.

Очень важной, на наш взгляд, особенностью МГ является серия ускорений и замедлений сгибательно-разгибательных движений в суставах, так как это исключает возможность возникновения резонанса, опасного на больших скоростях бега.

Необходимо отметить, что на МГ запястного сустава собаки в конце ФП — начале ФО имеется дополнительный пологий зубец или площадка (рис. 2, *8*, *а*). Выяснено, что причиной этого явления служит щелчковое прогибание запястья под тяжестью тела и что величина такого прогибания равна, примерно, 25°. Столь же постоянная горизонтальная площадка на сгибательном подъеме МГ запястного сустава козы (рис. 3, *8*, *а*). С помощью синхронной ЭМГ выяснилось, что это замедление сгибания происходит за счет включения в работу лучевого разгибателя запястья.

Хочется отметить, что результаты наших МГ не совпадают с данными других исследователей (Аршавский, 1965 и др.). По данным этих авторов, плечевой сустав разгибается во время сгибания локтевого, и, наоборот, сгибается во время разгибания локтевого сустава. В действительности же плечевой сустав разгибается вместе с другими суставами, только с известным рассогласованием, а сгибается он в течение всей ФО, тогда как локтевой и запястный сгибаются только в самом конце этой фазы (рис. 2). Из сказанного следует, что МГ несут в себе обширную информацию о работе суставов, позволяющую заменять умозрительные заключения неоспоримыми фактами.

Электромиография (ЭМГ) проводилась по разработанной нами методике (Манзий, Мороз, 1975). Были исследованы 12 мышц грудной конечности: предостной (supraspinatus), заостной (infraspinatus), двуглавой плеча (m. biceps brachii), трехглавой плеча (m. triceps brachii), плечевой (m. brachialis), лучевого разгибателя запястья (m. extensor carpi radialis), локтевого разгибателя запястья (m. extensor carpi

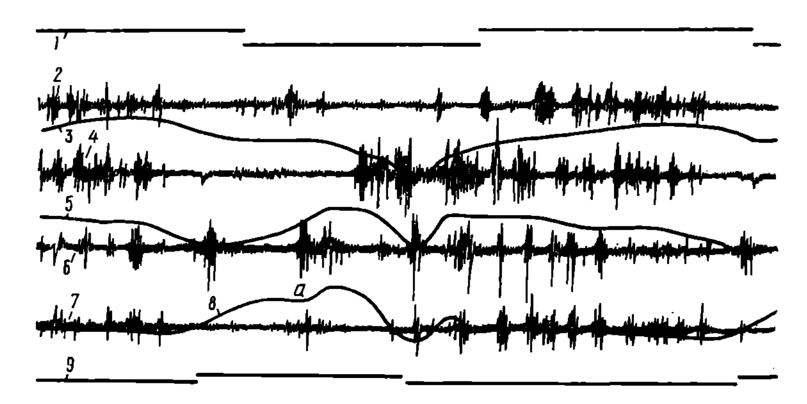


Рис. 3. Синхронно записанные подограммы (ПГ), механограммы (МГ) и электромиограммы мышц грудной конечности движущейся козы домашней (V=3 км/час):
1 — ПГ левой конечности; 2 — ЭМГ m. biceps brachii; 3 — МГ плечевого сустава; 4 — ЭМГ m. triceps brachii; 5 — МГ локтевого сустава; 6 — ЭМГ extensor digitalis communis; 7 — ЭМГ m. extensor carpi radialis; 8 — МГ запястного сустава; 9 — ПГ правой конечности; а — дополнительная площадка.

ulnaris), локтевого сгибателя запястья (m. flexor carpi ulnaris), общего пальцевого разгибателя (m. extensor digitalis communis), поверхностного сгибателя пальцев (m. flexor digitalis sublimis), глубокого сгибателя пальцев (m. flexor digitalis profundus) и дельтовидной мышцы —m. deltoideus).

Одновременная ЭМГ 4—6 мышц, ПГ и МГ трех суставов позволила нам привязать ЭМГ к фазам и периодам опоры и переноса конечности, а также проецировать биоэлектрическую активность мышц на МГ тех мышц, на которые действуют данные мышцы.

Все мышцы в процессе локомоции поочередно находятся в двух состояниях: сокращенном и расслабленном (рис. 3). Сумма времени этих состояний равна времени одного локомоторного цикла. Пропорция между сокращением и расслаблением у разных мышц различная, но типичная для каждой из них и позволяет предположить, что не все мышцы одинаково устают при локомоции. Синхронная ЭМГ показывает ошибочность представления, будто мышцы собраны в антагонистические группы. Каждая ЭМГ по-своему проецируется на ПГ и МГ, и нет такого момента в работе конечности, когда бы ни одна мышца не работала. Мы не обнаружили реципрокного характера в работе мышц. Сокращение их носит волновой характер: волна сокращения пробегает по всем мышцам в определенной последовательности, типичной для данного аллюра. Сила этой волны неодинакова, на всем протяжении. Она зависит от количества мышц, периоды сокращения которых как бы накладываются частично друг на друга. Привязывая эти усиления и ослабления волны к фазам локомоторных движений, мы нашли, что ФО в 10 раз более силовая, чем ФП, причем наиболее силовым является ее начальный период, а наименьшее количество энергии расходуется в начальный период ФП.

Следует отметить также то, что сгибатели запястья и пальцев в действительности работают не во время сгибания, а в разогнутом состоянии

(опирающаяся конечность). Отметим также, что в работе лучевого разгибателя запястья собаки и козы выявлено существенное различие: у козы он проявляет максимальную активность во второй половине ФО (рис. 2). Столь же существенное различие имеется в работе двуглавой мышцы плеча: у собаки она работает во второй половине ФО и первой половине ФП, а у козы — в течение всего периода сгибания и даже в начале периода разгибания плечевого сустава.

Заключение. Конечности животных являются кинематическими цепьями особого рода: в каждой паре сохраняется определенная свобода движений. Структура локомоторных циклов изменяется с изменениями скорости движений. Характер сфазированного действия суставов и мышц обеспечивает плавность и демпферность движений и экономию мышечной энергии.

ЛИТЕРАТУРА

Аршавский Ю. И. 1965. Исследование биомеханики бега собаки. Биофизика. т. X, в. 4, с. 665.
Бернштейн Н. А. 1947. О построении движений. М., с. 255.
Манзий С. Ф., Мороз В. Ф. 1975. Статическая роль мышц грудной конечности некоторых млекопитающих. Вестн. зоол., № 5, с. 28—33.
Лесгафт П. Ф. 1884. Об отношении мышц к форме и отправлению остальных органов движения. Изв. СПб биол. лабор., с. 328—361.
Суханов В. Б. 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. М., с. 227.
Bordeleben C. 1886. Zur Morphologie der Hand und Fußsceletts Jen. Zettschr., Bd. 19.
Borelly A. 1681. De motu Animalium. Rome.
Gegenbaur G. 1864. Untersuchung zur vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
Hildebrand M. 1966. Analysis of the symmetrical gaits of Tetrapoda. J. «Mammalia», v. 42.
Howell A. B. 1944. Speed in animalis. Chicago.
Marey E. 1894. Le mouvement. Paris.
Mayer H. 1873. Lehrbuch der Statick und Mechanik des Knochengerüstes des Menschen. Berlin.
Muybridge E. 1957. Animal in motion. New Jork.
Weber. 1836. Uber Mechanik der menschlichen Gelenkwerkzeüge, Göttingen.

Институт зоологии АН УССР

Поступила в редакцию
30.VII 1973 г.

S. F. Manzij, V. F. Moroz

ELECTROPHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF LOCOMOTOR MOVEMENTS OF THORACIC LIMBS IN CERTAIN MAMMALS

Summary

Podography, mechanography of 3 joints and electromyography of the 12 muscles of each of thoracic limbs were performed separately and synchronously for a dog, goat and horse running on the treadbahn with different preset velocities. It was established that run accelleration is accompanied by an increase in frequency of locomotor cycles due to reduction in a phase of support and pace elongation. It is also shown that a combinative functioning of muscles of the given limb is not of antagonistic character. It is a wave, one locomotor cycle long, running throught all the muscles in sequence typical of the given pace and speed. The degree of the given joint functional independence of the other joints of this limb is determined and biomechanical significance of this phenomenon is shown.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR